第 40 卷 第 3 期 1997 年 8 月
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
Vol. 40, No. 3 Aug., 1997

粘虫的胚胎发育

王进忠 丁建云*
(北京农学院农学系 北京 102206)
王宗舜
(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要 粘虫 (*Mythimna separata*) 胚胎发育经过卵裂及胚盘形成、胚带及原肠发生、胚带分节及附肢形成、体壁形成及背向闭合、胚胎反转和器官发生与形成 6 个时期。粘虫卵在25 ℃，胚胎发育至 12 h，胚带呈新月形或 "C" 字形。随着原肠发生，首先出现口陷与肛陷，与此同时，胚带逐渐伸长并开始分节。胚胎发育至 32 h，胚带头尾相接并呈波浪形弯曲，在胚胎反转前，胚胎发育至 42 h，前肠、后肠及马氏管已经形成。胚胎发育至 54 h 时，胚动完成之后，中肠才明显可见。同时将大量卵黄包围起来。神经系统的发生与气管形成始于原肠发生之后，至胚胎反转之前，神经节索才出现，随着胚动发生，神经节体积不断增大，腹神经索逐渐形成，纵走气管明显可见。

关键词 粘虫，胚胎发育，组织发生，胚动

粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 属鳞翅目夜蛾科昆虫，为害多种禾本科作物，国内许多学者对其幼虫及成虫生物学特性做了大量研究[1~4]，但粘虫的胚胎发生及幼虫分化过程，目前尚未见报道。

本文报道粘虫的胚胎发育。

1 材料与方法

粘虫取自中国农业科学院植物保护研究所，在人工养虫室内饲养繁殖。饲养温度 (25±1) ℃，相对湿度 80%，自然光照[5]。待其产卵，产下的卵块置于培养皿内，于25 ℃ 条件下，取不同发育时间的卵作材料，用 Bouin 及 Carnoy 固定液进行固定，固定时间分别为 12 h 和 4 h，然后用卵壳软化液处理卵[6]，采用改进的石蜡切片技术作连续切片，切片用苏木精-伊红染色，在光镜下仔细观察，绘图并拍照。

2 结果

粘虫的卵呈馒头形，直径约 0.5 mm，初产时乳白色，逐渐变为黄色，孵化前呈黑褐色，其胚胎发育过程如下：

---

* 现在北京市植保站工作
1995-09-07 收稿，1996-05-14 收修改稿

2.1　卵裂(cleavage)及胚盘(blastoderm)形成

粘虫卵产下约 0.5 h，卵黄十分丰富，合子核形成在卵近中心（图 1：A）以有丝分裂方式反复分裂形成许多卵裂核，卵裂核随着数量的增加，各带些原生质形成许多活质体，此时胚胎发育约 6 h。活质体彼此接近，共同形成一个圆形分布区，分布于卵黄中（图 1：B）并逐渐向卵周缘原生质迁移。胚胎发育 8 h，活质体达到卵黄表面的卵周质层，排列成一层整齐的多核体层围在所有卵黄的外面成为胚盘（图 1：C），此时被细胞膜包围形成单层细胞。部分卵裂核仍留于卵黄中，以自身为中心，连带周围的原生质和卵黄形成消黄细胞，随后消黄细胞重复分裂，形成多核卵黄体。胚胎发育 8～10 h，多核卵黄体再进行分裂成为对胚胎有营养作用的消黄细胞。

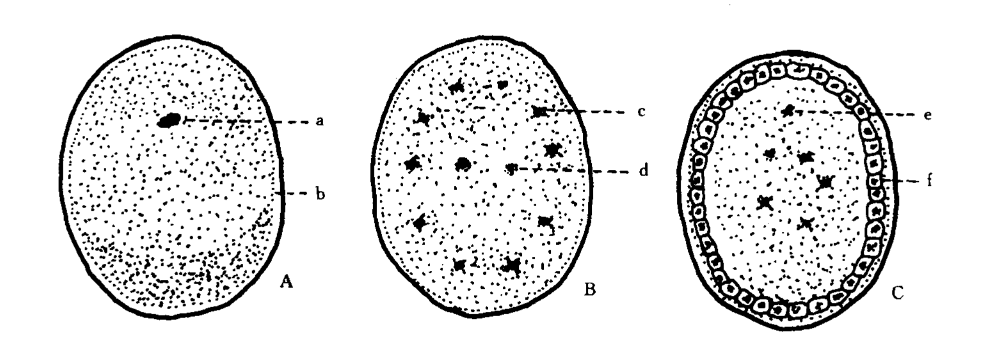


图 1　粘虫卵裂及胚盘形成（卵纵切面）

A. 胚胎发育 0.5 h 受精卵：a　合子核，b　卵黄膜；B. 胚胎发育 6 h 卵裂期：c　活质体，d　卵裂核；C. 胚胎发育 8 h 胚盘形成：e　消黄细胞，f　胚盘细胞

2.2　胚带(germ band)及原肠(gastrula)形成

胚盘形成后，卵内下部胚盘细胞分裂加速，导致胚盘细胞由方形变为柱形，这时细胞呈多核状态，排列密集而成胚带，剩余的胚盘细胞则逐渐变扁平形成胚外膜（图 2：A），此时为胚胎发育 10 h。胚带形成之后逐渐向卵的内方陷入，至胚胎发育 12 h 左右完全陷没，同时连接胚带薄的胚盘部分生成羊膜褶突起，从前后左右覆盖胚带，羊膜褶向胚带中央部分延伸，最后外膜与外膜，内膜与内膜接合。外膜与残存的胚盘细胞一起在卵黄膜下形成浆膜，浆膜细胞内还有细胞色素沉积，造成粘虫卵外观由白色变为褐色。内膜成一层透明薄膜，紧包在胚带的外面称羊膜。其后，胚带宽度逐渐缩小并增厚，在羊膜褶外膜接合的同时，连着内膜从胚盘脱离下来，陷入卵黄中形成独立的组织，这时胚带的周缘弯向卵的内方，呈新月形或长“C”字形，其大小占卵周长的 2/3 以上，以后宽度在变小，厚度再增加，一端发育为胚胎的头叶，另一端拉长胚带发育为胚胎的腹部称腹叶，此时约为胚胎发育 18 h。

胚胎发育 20 h，胚体中部变细，沿正中线陷入部称为原沟，它的底部细胞向内方两侧增殖，使原来一层细胞构成的胚带分化成上下两层。上层形成厚薄均匀的单层细胞即外胚层，而下层细胞增殖较快，出现重叠的细胞群即为中胚层（图版 Ⅰ：Me），这个过程称为原肠发生。与此同时，胚带逐渐伸长，前端附近从左右发生凹缢，膨大部称头褶叶，

后端发生凹缢，膨大部是尾叶。

2.3 胚带分节(segmentation)及附肢形成(appearance of appendages)

胚胎发育28 h，胚带上出现许多横沟，胚体分节开始，初现波浪形弯曲，这时胚带达最大长度，约占卵周长的四分之三以上，随后胚带缩短，胚带前端变宽为原头区，其余部分称体躯，这时胚胎头褶叶和上颚节之间出现的口陷逐渐形成口道，后端外胚层向内凹陷形成肛道（图2：B)，此时为胚胎发育32 h。

胚胎发育40 h，头叶口节与胸节分化已经完成，同时胸节的腹面两侧开始膨大，逐渐向外突出，形成附肢及胸足雏形。口陷下方，颚叶形成的两下唇逐渐聚合形成下唇，上颚、下颚原基也逐渐向口陷两侧靠拢，发展为上颚、下颚（图版Ⅰ：2)，随后头部可见4节。胸节分为3节；头部与胸节附肢出现时，腹节分成11节，同时，第1至第10腹节的腹面出现成对的圆形小突起。以后仅第3、4、5、6、10节小突起发育成腹足，其余的逐渐退化（图2：C)。

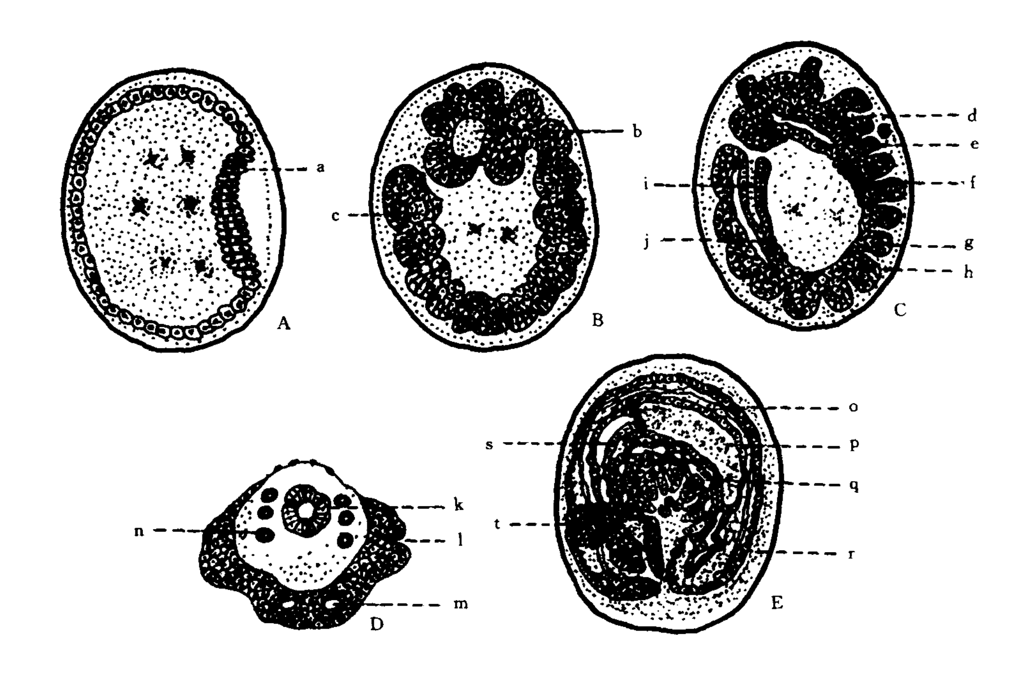


图2 粘虫胚带形成、胚体分节、胚动及器官形成

A. 胚胎发育10 h 胚带形成：a 胚带细胞；B. 胚胎发育32 h 胚体分节：b 口道，c 肛道；C～D. 胚胎发育42 h 胚胎反转前，附肢形成及背合：d 前肠，e 胸节，f 中肠前原基，g 神经球，h 腹节，i 后肠，j 中肠后原基，k 肛道，l 气管陷，m 神经节，n 马氏管；E. 胚胎发育54 h，胚胎反转后：o 中肠肠壁细胞，p 中肠，q 腹神经索，r 后肠，s 前肠，t 脑

2.4 体壁形成(integument formation)与背向闭合(dorsal closure)

原肠发生初期，外胚层细胞呈柱形，随着中胚层和原沟的形成，外胚层中央细胞变薄，分化为体壁细胞，随后狭窄的腹面体壁细胞向两侧继续分裂增殖伸展，从而将卵黄直接包围起来，最终相遇于背中央，这个过程称背向闭合。与此同时仍有部分卵黄存在于羊膜与浆膜之间，成为初生幼虫的最早养料，此时胚胎发育约 40 h。粘虫体壁背合完成首先出现于胚体尾部（图 2：D）然后向前至胸部。幼虫孵化前背合才完全结束（图版Ⅰ：5，图版Ⅱ：3、4）。胚胎发育 76 h，真皮细胞分泌原表皮层于虫体表面，同时体表出现毛瘤突起，再发育 8～15 h，虫体表面的原表皮呈微刺状突起，毛瘤突起长出刚毛（图版Ⅰ：4），体壁发育完成。

2.5　胚动(blastokinesis)

随着胚体分节及附肢发生，胚体外表胚胎腹面的轮廓尤其是胸足及腹足已明显面向外方，这时胚胎发育约 42 h，胚胎附肢向外贴近卵壳（图 2：C）之后胚胎逐渐向相反方向转动，先从尾部开始渐至头部。解剖虫卵观察，胚体在卵内呈螺旋状。反转后的胚胎背面贴于卵壳（图 2：E），此时为胚胎发育 54 h。胚动完成，胚胎腹面附肢弯向内方，这时背合尚未完成的胚体仍与卵黄相接触，羊膜腔随着胚动的发生而逐渐扩大，由于胚体长大与伸长，致使胚动完成后虫体头部紧贴于腹部末端的背面（图版Ⅰ：3）。

2.6　器官发生(organogenesis)

粘虫胚胎胚层形成以后，才开始器官发生，各个器官的形成是在胚胎发育各阶段中陆续完成的。

2.6.1　消化系统及马氏管形成：消化道：胚层分化时，胚体头叶与上颚节间出现口陷，口陷继续深入形成前肠雏形，这时胚带尾部产生凹陷形成肛陷。至胚胎发育 42 h，口陷已加深形成细管，其盲端向头后上方延伸形成管状前肠，肛陷内端加深形成管状的后肠，后肠内膜呈六边形（图 2：C～D)。胚胎反转后，盲状前肠变粗中空，前肠与中肠和后肠与中肠之间仍有薄层细胞相隔（图 2：E)。至胚胎发育 68 h，后肠与中肠已产生幽门瓣，交界处薄层细胞已消失而前肠与中肠交界处薄层细胞仍未消失。当前肠上皮细胞向内生长形成贲门瓣时，前肠与中肠交界处的细胞层基本消失，此时为胚胎发育 85 h。直到孵化前，前肠才形成肠壁肌肉，环肌与纵肌（图版Ⅱ：3)。在口陷形成不久，其内端下方出现中肠前原基细胞团，逐渐形成带状组织伸向后端，同时肛陷内端下方出现中肠后原基，逐渐形成带状组织伸向前方（图 2：C，图版Ⅰ：2)，至胚胎发育后 42 h，中肠前后原基形成单层细胞铺在中胚层背面和卵黄腹面，这时细胞迅速增殖，带状组织加宽，两侧向背面相向伸展，将大量卵黄包围起来，胚胎反转之后，在胚体中央部分形成管状中肠（图 2：E，图版Ⅰ：3、4、5）。

丝腺：胚胎反转前，下唇突起的基部有陷入的孔道，胚胎反转后，至胚胎发育 68 h，陷入孔道形成丝腺，孵化前可见丝腺内含物（图版Ⅰ：5）。

马氏管：胚胎反转前，胚胎发育 42 h，肛道突出的囊状突起已拉长为细管，伴随着后肠形成而产生（图 2：D)。

2.6.2　神经系统的形成：原肠发生时，外胚层细胞开始凹入，出现神经沟，两侧分化出

神经细胞称神经球，细胞呈圆形与呈柱形的真皮细胞明显可分，当胚带分节明显时，这些细胞分裂增殖，沿神经沟两侧向内突入脱离外胚层形成独立的神经组织，每一体节的神经组织发育为一对神经节，时间约胚胎发育 40 h。胚胎反转前，腹神经节纤维伸长逐渐形成条状神经索，后脑与前中脑通过条状神经索相连，胚胎反转后，腹神经索更加明显，可见前脑、中脑与后脑愈合，并有两条神经索围于口道两侧与咽下神经节相通，随着胚胎发育的进行，神经节体积不断增大，神经细胞逐渐分化完善（图版Ⅰ：2、3、4，图版Ⅱ：2、4）。

2.6.3 呼吸系统的形成：胚胎神经节出现时，体壁外胚层内陷形成气管陷（图 2：D)，胚胎反转完成后，气门气管已经形成，纵走气管已明显可见，气管陷开口形成气门（图版Ⅱ：3、4)。

2.6.4 其它器官的形成：胚胎反转前，随着背向闭合进行，成心细胞出现，胚动之后，成心细胞在背中线形成心脏，同时中肠上方的背血管已经形成（图版Ⅰ：5)。孵化前，幼虫头部单眼呈黑色，上颚的顶端出现褐色，并逐渐变硬，头部纵肌明显可见（图版Ⅱ：1)。着色的头部透过卵壳而呈黑褐色。

3 讨论

粘虫受精卵，在 25 ℃下，胚胎发育约 0.5 h 形成合核，位于卵的中心附近。合核经过分裂形成许多卵裂核并伴以星状细胞质晕轮形成活质体，但在鳞翅目云杉卷叶蛾 *Choristoneura fumiferana* (Clem)胚胎发育过程中卵裂核不形成活质体[7]。胚胎发育至 8 h，胚盘腹面细胞分裂呈多核状态，随后细胞加厚形成胚带，10 h 时胚带陷入卵黄形成明显的杯形结构。其余细胞形成羊膜与浆膜，使整个胚带独立出来，这一现象与鳞翅目苹果蠹蛾 *Cydia pomonella*（L.）和家蚕 *Bombyx mori* 的胚胎发育相似[8~9]，均属完全陷入。

粘虫胚胎中肠原基细胞来源于前肠和后肠内陷，顶端出现的一团细胞，这些细胞团逐渐增厚呈带状，并相对延伸，连结成一对长带状组织，这一带状组织迅速加宽，两侧边缘向背方伸展，同时将大量卵黄包裹进去，最后相遇于背面中央形成管状的中肠，因此粘虫胚胎的中肠来源于内胚层。但是 Eastham 认为鳞翅目菜粉蝶中肠细胞来源于游离的中胚层细胞团[10]。

粘虫的胚动形式与其它鳞翅目昆虫一样[6,9]，但胚胎反转起始时间与持续时间因种而异。粘虫胚胎反转从 42 h 持续至 54 h，而苹果蠹蛾从 44 h 持续至 54 h（29 ℃)。蓖麻蚕从 72 h 持续至 96 h（26 ℃～28 ℃)，从这一差别可知除外界温度影响外，物种本身遗传控制因素起重要作用。另外发现粘虫胚胎发育早期高温处理易导致胚胎迅速死亡，而在粘虫胚胎反转完成后，其抗高温能力显著增强[2]。另据报道，蓖麻蚕胚胎发育到反转期后，被赤眼蜂寄生，其胚胎不致于死亡，并且赤眼蜂在寄主卵内不能发育完全，相反蓖麻蚕卵在早期受到赤眼蜂寄生其胚胎发育即停止[6]，一般保幼激素类似物对前期卵比较有效，大部分卵在胚胎发育前期便停止发育，成为“死胎”，而对后期卵则作用较差[11]。说明胚动是胚胎发育过程中一个重要时期，为什么胚动完成可提高卵的抗逆能力，有待进一步研究。

致谢　本项研究得到陈沛、弓惠芬教授的热心指导。于延芬同志拍摄照片，甚表感谢。

参　考　文　献

1 吴秋雁，郭　郛. 粘虫生殖的研究 Ⅲ. 生殖系统的发育. 昆虫学报，1964，**13**(6)：795～802

2 陈安国，冯维熊，陈志辉等. 高温对粘虫发育与生殖的作用 Ⅰ. 卵的发育与孵化. 昆虫学报，1965，**14**(3)：225～238

3 郭　郛，刘金龙. 粘虫生殖的研究 Ⅱ. 补充营养对生殖力的效应. 昆虫学报，1964，**13**(6)：785～794

4 郭　郛，吴秋雁，蔡惠罗等. 粘虫生殖的研究 Ⅰ. 成虫的一般特性. 昆虫学报，1963，**12**(5～6)：565～577

5 毕富春. 粘虫的简易人工饲料及防腐剂对其生长发育的影响. 昆虫知识，1983，**26**(6)：260～263

6 利翠英. 赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* Westw 的个体发育及其对于寄主蓖麻蚕 *Attacus cynthia ricini* Boisd 胚胎发育的影响. 昆虫学报，1961，**10**(4～6)：339～354

7 Stairs G R. On the embryology of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem) (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Entomol., 1960, **92**: 147～154

8 Ruberson J R, Larsen J R, Jorgensen C D. Embrygenesis of the Codling Moth, *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 1987, **80**: 561～570

9 中国农业科学院蚕业研究所主编. 家蚕遗传育种学. 北京：科学出版社，1981，32～35

10 Eastham L E S. The formation of germ layers in insect. Biol. Rev., 1930, **5**: 1～29

11 赵善欢，仇序佳. 昆虫保幼激素类似物及其他生长调节剂对农林害虫防治试验研究的进展. 杀虫药剂与昆虫毒理进展，北京：科学出版社，1983，**2**：51～67

THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE ORIENTAL ARMYWORM, *MYTHIMNA SEPARATA* (WALKER) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

Wang Jinzhong　Ding Jianyun

(*Department of Agronomy, Beijing Agricultural College　Beijing*　102206)

Wang Zongshun

(*Institute of Zoology, Academia Sinica　Beijing*　100080)

Abstract　Embryonic development of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) requires 93 h for eclosion at (25±1)℃. The zygote nucleus is slightly posterior to the center of the egg at 0.5 h. The cleavage nuclei continue to divide, and migrate toward the periplasm through 8 h when blastoderm begins to form at the periphery. The germ band is formed in the posterior region of the egg at 10 h. Gastrulation begins at 20 h. The stomodeum invaginates at 28 h, followed by the proctodeum at 32 h. The midgut rudiment arises at 42 h by fusion of anterior and posterior mesenteron rudiments. The midgut closes at 54 h and Malpighian tubules are well developed, nearly simultaneous with blastokinesis

by 42 h. Neuroblasts appear at 20 h, brain formation begins at 32 h, and ventral nerve cord is defined by 40 h. Formation of the tracheal system begins at 40 h and is completed by 68 h. Procuticle is first secreted on the mandibles at 68 h and progresses steadily backward until the entire body enclosed in cuticle by 87 h. Dorsal closure begins at 42 h with dorsal growth of the lateral walls of ectoderm. Fusion of the two lateral walls occurs at 54 h and completes before hatching.

Key words *Mythimna separata*, embryogenesis, histogenesis, blastokinesis

图 版 说 明

图 版 I

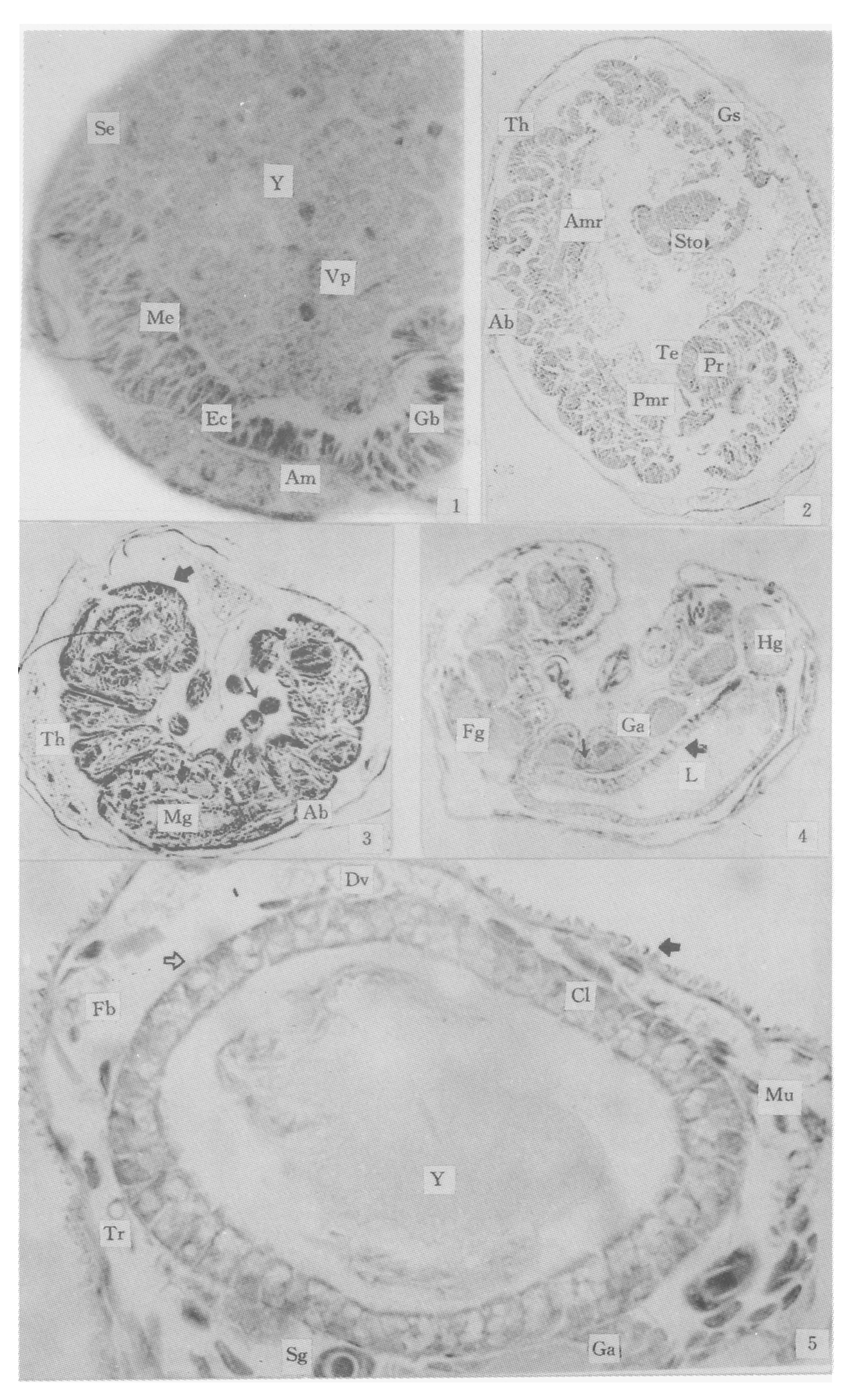
1. 胚胎发育 20 h，示胚层分化及胚膜形成 ×200；2. 胚胎发育 40 h，纵切示胚体分节及附肢形成 ×30；3. 胚胎发育 68 h，纵切示胚胎反转后及器官形成，粗线箭头示头部及口陷，细黑箭头示腹足 ×25；4. 胚胎发育 87 h，纵切，粗黑箭头示中肠，细黑箭头示腹神经索 ×25；5. 胚胎发育 91 h，黑箭头示原表皮，白箭头示中肠肠壁细胞 ×200。

Ab 腹部，Am 羊膜，Amr 中肠前原基，Cl 中肠细胞层，Dv 背血管，Ec 外胚层，Fb 脂肪体，Fg 前肠，Ga 神经节，Gb 胚带，Gs 颚节，Hg 后肠，L 肠腔，Me 中胚层，Mu 肌肉，Pmr 中肠后原基，Pr 肛陷，Se 浆膜，Sg 丝腺，Sto 口腺，Th 胸部，Tr 气管，Vp 消黄细胞，Y 卵黄

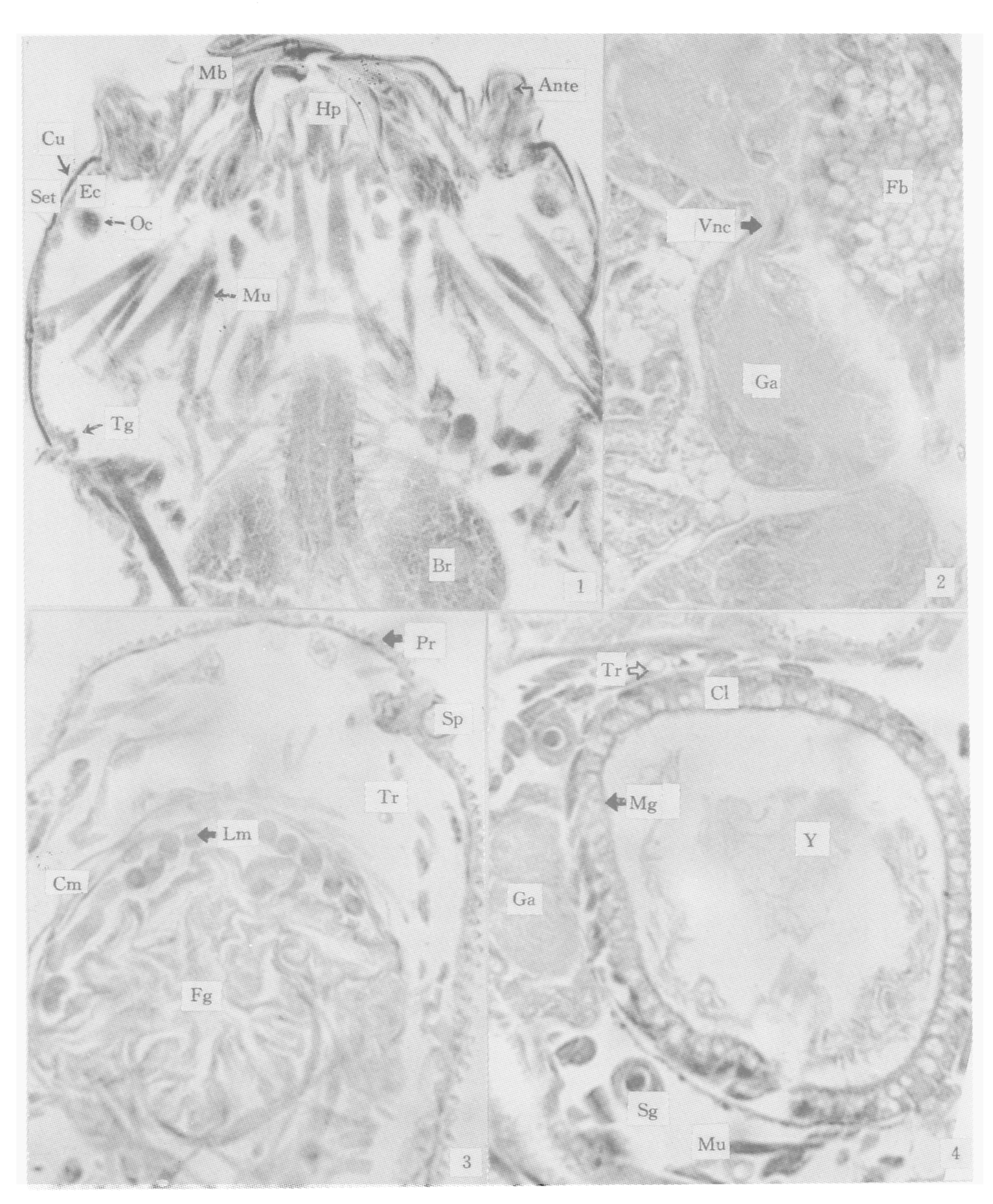
图 版 II

1. 胚胎发育 91 h，矢切，示头部各组织 ×200；2. 胚胎发育 91 h，纵切示腹神经索 ×300；3. 胚胎发育 91 h，横切示前肠及体壁 ×200；4. 胚胎发育 91 h，横切示中肠，丝腺及肌肉 ×200。

Ante 触角，Br 脑，Cm 环肌，Cu 表皮层，Ec 皮细胞层，Fb 脂肪体，Fg 前肠，Ga 神经节，Hp 舌，Lm 纵肌，Mb 上颚，Mg 中肠，Mu 肌肉，Oc 侧单眼，Pr 原表皮，Set 刚毛，Sg 丝腺，Sp 气门，Tg 毛原细胞，Tr 气管，Vnc 腹神经索


Se
Y
Vp
Me
Ec
Gb
Am
1
Th
Gs
Amr
Sto
Ab
Te
Pr
Pmr
2
Th
Mg
Ab
3
Hg
Fg
Ga
L
4
Dv
Cl
Fb
Mu
Y
Tr
Sg
Ga
5

图注见 282 页


Mb
Hp
Ante
Cu
Set
Ec
Oc
Mu
Tg
Br
1
Vnc
Fb
Ga
2
Pr
Sp
Tr
Lm
Cm
Fg
3
Tr
Cl
Mg
Y
Ga
Sg
Mu
4

图注见 282 页